

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Kateřina Běláčová**

Fylogeneze a ekologie čeledi Planorbidae  
Phylogeny and ecology of family Planorbidae

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Praha, 2018

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16. 8. 2018

Podpis

## **ABSTRAKT**

Fylogenetika je biologická disciplína, která se snaží zařadit organismy do systému na základě jejich evolučního vývoje. Tradičně se k rekonstrukci fylogeneze užívali morfologické a anatomické znaky, s nástupem moderní technologie jejich úlohu částečně přebrala molekulární analýza. Čeleď Planorbidae představuje velice různorodou skupinu, která zahrnuje zástupce s velmi odlišnou morfologií. Tato práce se snaží vytvořit přehled fylogeneze zmíněné čeledi, a na základě výsledků provedených studií diskutovat důležitost jednotlivých znaků, používaných k jejímu určování.

**Klíčová slova:** fylogeneze, taxonomie, Planorbidae, morfologie, anatomie

## **ABSTRACT**

Phylogenetics is a sub-discipline of biology which focuses on classification of organisms based on their evolutionary development. Morphological and anatomical features have been traditionally used in reconstruction of phylogeny but with the onset of modern technology their role has been partly taken up by molecular analysis. Family Planorbidae is a very diverse group that includes species with very different morphology. This work aims to provide an overview of the phylogeny within Planorbidae family and discuss the importance of the individual features used in determination based on the results of the published studies.

**Key words:** phylogeny, taxonomy, Planorbidae, morphology, anatomy

# **OBSAH**

1	Úvod .....	1
2	Současný stav poznání fylogeneze čeledi Planorbidae .....	2
3	Porovnání tradičních znaků s novými technologiemi .....	5
3.1	Morfologie a anatomie .....	6
3.1.1	Konchologie .....	6
3.1.2	Paleontologie .....	8
3.1.3	Trávicí soustava .....	13
3.1.4	Pohlavní soustava .....	13
4	Závěr .....	16
5	Použitá literatura .....	17

# 1 Úvod

Čeď Planorbidae zahrnuje druhově nejpočetnější skupinu sladkovodních plicnatých plžů. Obývají především stojaté a mírně tekoucí sladké vody, zástupci některých (tropických) rodů (Bulininae) jsou však schopni žít i ve vodě brakické. Jejich krevním barvivem je netypicky hemoglobin, který není vázán na krevní buňky, ale je volně rozpuštěn v cytoplazmě. Způsob, kterým nosí ulitu by naznačoval, že se jedná o pravotočivé plže, ale není tomu tak – podle anatomických struktur lze poznat, že se jedná o plže levotočivé. Tento jev se někdy označuje jako pseudopravotočivost (Horsák et al. 2013).

Fylogeneze a vztahy mezi jednotlivými taxony jsou v rámci této skupiny stále předmětem výzkumu. Pomocí dat molekulární analýzy se zjistilo, že sem patří i zástupci disponující jiným typem ulity než typicky planispirálním (plochá s vpadlým vrcholem) – například čepičkovitým nebo kónickým. Tito zástupci se v minulosti řadili do samostatné čeledi (Albrecht et al. 2007).

Planorbidní plži přitahují pozornost také proto, že jsou častými přenašeči motolic (schistosom), které způsobují vážná parazitární onemocnění. Někteří autoři (Morgan et al. 2002) využívají tento vztah parazit-hostitel jako nástroj ke zkoumání fylogeneze Planorbidů na základě koevoluce s danými druhy těchto helmintů. Jelikož se jedná o druhou nejzávažnější tropickou nemoc (hned po malárii), kterou trpí jak lidé, tak hospodářská zvířata, je důležité znát fylogenezi a ekologii těchto plžů (zejména těch, kteří hrají roli jako meziphostitelé), aby bylo možné předejít šíření nákazy a popřípadě eliminovat množství nakažených.

V současnosti tato čeď obsahuje něco kolem čtyřiceti rodů a přesný počet druhů stále není stanoven. Někteří autoři tvrdí, že jich je bezmála 350 (Baker 1945), konzervativnější odhady zahrnují jen zhruba 300 druhů (Meier-Brook 2002 in Albrecht et al. 2007). Co se týče taxonomie, jedinými spolehlivě prokázanými monofyletickými klady jsou Planorbini a Segmentini, ostatní se liší podle autorů a provedené analýzy. Obecně je taxonomie této skupiny dosti konzervativní, postavená na morfologických a anatomických znacích, které byly popsány v 50. letech minulého století (Hubendick 1955; Baker 1945). S nástupem nového tisíciletí se objevily studie založené na práci s daty molekulární analýzy, které vrhají úplně nové světlo na již zaběhnutý řád této skupiny a dochází k razantním změnám a přeskupením původních taxonů. Bohužel těchto nových prací je žalostně málo a výsledky se liší, takže nelze zatím jednoznačně ukázat na vnitřní fylogenezi skupiny.

Na území České Republiky se můžeme setkat s bezmála jedenadvaceti druhy plžů čeledi Planorbidae, zahrnutých v deseti rodech. Až na pár výjimek jsou všechny druhy od sebe dobře rozeznatelné na základě konchologických znaků, kdy k determinaci stačí pouhý pohled pod

lupou (zdatní pozorovatelé si poradí i bez ní). Najdou se ovšem i takové druhy, u kterých je určení podle schránky obtížné a je potřeba provést pitvu, aby bylo možné určit, o jaký druh se jedná. Mezi tyto druhy patří zástupci z rodů *Anisus* a *Gyraulus* (Horsák et al. 2013).

Většina druhů vyskytujících se na našem území spadá do podčeledí Planorbini a Segmentini (Horsák et al. 2013). Máme zde ale i kontroverzní druhy, jejichž postavení se s přibývajícimi studiemi mění. Jde například o druhy s pateliformní ulitou, konkrétně u nás žijící *Ferrissia fragilis* a *Ancylus fluviatilis*. Dalším příkladem je zavlečený druh ze Severní Ameriky – *Menetus dilatatus*, který je podle Albrechta (2007) řazen do nově vytvořeného kladu pod názvem C-clade. *Planorbarius corneus* je také druhem, obývajícím naše vody a je stále záhadou, jakou pozici v rámci fylogeneze čeledi Planorbidae vlastně zaujímá.

## 2 Současný stav poznání fylogeneze čeledi Planorbidae

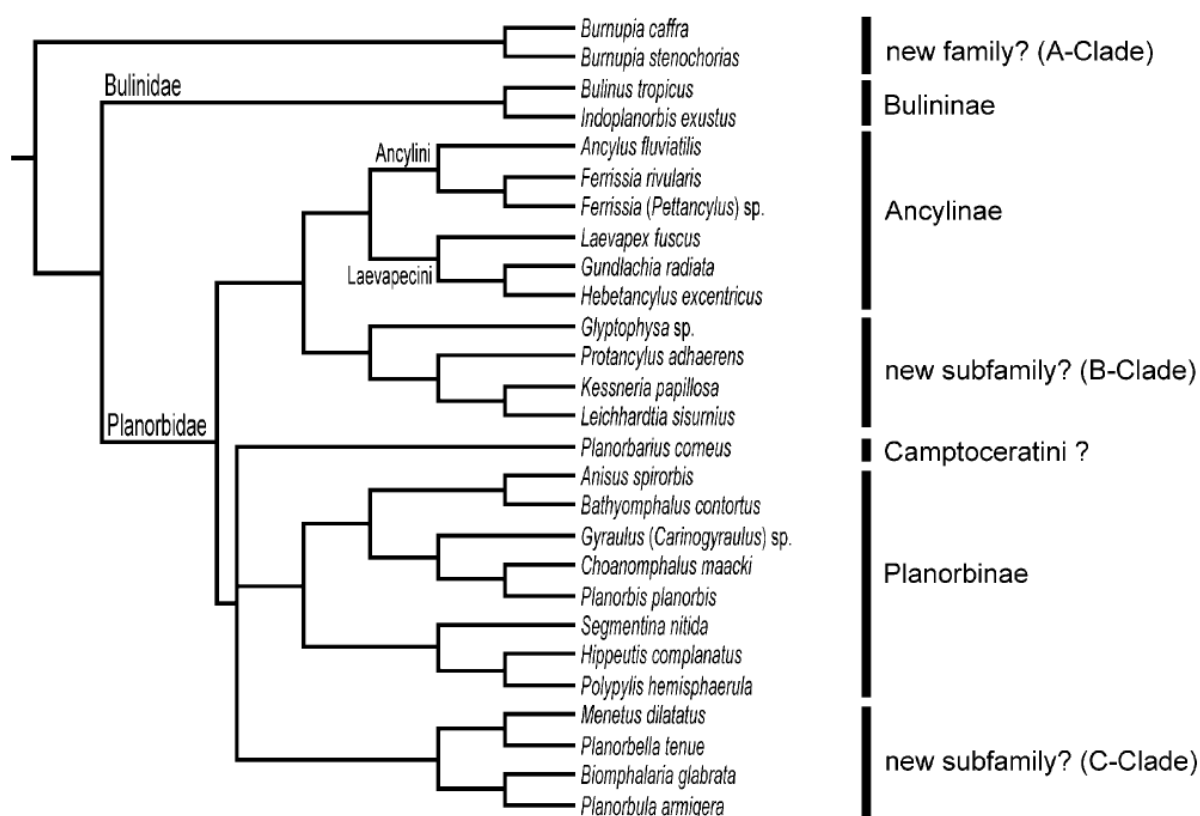
K rekonstrukci fylogenetických vztahů mezi druhy je nejdůležitější správné taxonomické zařazení. Tradičně se při determinaci využívají anatomické a morfologické znaky, s nástupem moderní technologie se příslušnost k danému taxonu dá zjistit i pomocí dat molekulární analýzy.

V současné době se setkáme jen s hrstkou prací, které by se zabývaly problematikou fylogeneze a taxonomie čeledi Planorbidae jako celku. Většina je zaměřena pouze na zástupce, kteří se nějakým způsobem podílejí na přenosu parazitů, zejména druhy vyskytující se v Africe, nebo Jižní Americe. Nicméně jsou i práce, které se snaží obsáhnout celou čeleď a provést její revizi (Albrecht et al. 2007; Jørgensen et al. 2004; Morgan et al. 2002).

Podle jedné z nejnovějších studií z roku 2007 (Albrecht et al.) je čeleď Planorbidae součástí vyššího taxonu, který sdružuje zástupce s planorbidními znaky (obr. 1). Jedná se o nadčeleď Planorboidea, která zahrnuje tři čeledi – Planorbidae, Bulinidae a rod *Burnupia*, prozatímne nazván jako A-calde, který vychází na bázi fylogenetického stromu a jeho zástupci mají ulitu ve tvaru čepičky (Albrecht et al. 2007)

Co se týče čeledi Bulinidae, tak ta má jen jednu podčeleď – Bulininae a obsahuje pouze rody *Bulinus* a *Indoplanorbis*. Studie ukazují, že k rozdělení na tyto dva rody došlo v relativně krátkém čase, příčina je ale stále předmětem diskuze. Jørgensen (2004) se domnívá, že příčinou bylo rozdělení kontinentů (Indie od Afriky). Morgan (2002) s tímto tvrzením souhlasí, ovšem přichází s myšlenkou, že by se také mohlo jednat o důsledek kolonizace středního východu. Zatímco oba tyto pány zasazují tuto událost do období křídy, Liu (2010) studoval rod *Indoplanorbis* a datoval jeho introdukci do Indie někdy na rozhraní Miocénu a Pliocénu. Podle něj bylo rozdělení na dva odlišné rody způsobeno změnou klimatu.

Poslední a největší z čeledí – čeleď Planorbidae, se dělí na dva velké klady. První zahrnuje tzv. Ancyloidní plže, kteří se vyznačují ulitou ve tvaru čepičky (pateliformní). Kromě dvou rodů (*Burnupia* a *Protancylus*), které sice mají tento typ ulity, ale podle výsledků molekulární analýzy sem nepatří, tvoří ancyloidní plži samostatný monofyletický klad nazývaný Ancylineae. Ten se dále dělí na dvě větve – Ancylini a Laevapecini. Sesterským kladem k Ancylineae je B-clade (předběžné označení), který zahrnuje australské zástupce s kónickou ulitou a endemita Celebesu (*Protancylus*), který má ulitu pateliformní. Oba tyto klady – Ancylineae i B-clade jsou molekulárně velmi dobře podpořeny (Albrecht et al. 2007).



Obrázek 1 – Fylogenetický strom podle Albrechta (2007).

Kladem Ancylini (a především zástupci Severní Ameriky) se ve své práci zabýval Walther (2010). Zjistil, že dva uznávané rody *Ferrissia rivularis* a *Ferrissia parallela* jsou tentýž druh, rozdíly jsou pouze v jejich geografickém rozdělení a habitatu, který obývají – *F. rivularis* obývá tekoucí vody, na rozdíl od *F. parallela*, která žije ve stojatých vodách. Jedná se tedy o dva různé ekofenotypy jednoho druhu.

K podobnému závěru došel i v případě druhu *F. fragilis*, který sdílí genotyp i fenotyp s dalšími třemi druhy – *F. sharpi*, *F. mcneilli* a *F. walkeri* (Walther et al. 2010).

S překvapivým výsledkem ohledně Ancyliidů přišel Jørgensen (2004), kdy do této skupiny zařadil i druh *Acroloxus lacustris*. Tato skutečnost dost razantně zamávala s fylogenezí celé čeledě, a proto byla provedena nová studie pod vedením Walthera (2006), který toto tvrzení po provedení další analýzy vyvrátil. Walther se domnívá, že Jørgensonův výsledek byl zapříčiněn špatným určením druhu a následnou misinterpretací výsledku molekulární analýzy. S příslušností Ancyliidů k čeledi Planorbidae souhlasí i Morgan (2002), který studoval fylogenezi planorbidů pomocí vzájemné koevoluce s jejich parazity. Navíc k této skupině přiřadil i druh *Amerianna*, který má ovšem kónickou ulitu a spíš připomíná zástupce rodu *Bulinus*. Jestli sem skutečně patří, nebo šlo jen o chybu, se bude muset dále prostudovat, protože Walker (2006) ve své studii řadí tento druh do podčeledi Bulininae.

Druhá velká skupina, která společně s ancyliidními plži tvoří čeleď Planorbidae, není (co se týče fylogeneze) tak dobře prozkoumána. Podle Albrechta (2007) začíná trifurkací a obsahuje taxony – C-clade, Camptoceratini, Planorbini a Segmentini.

C-clade je nově vzniklá skupina, sdružující zástupce Amerického kontinentu (rody *Biomphalaria*, *Menetus*, *Planorbella* a *Planorbulla*).

*Biomphalaria* je rod, jehož zástupci se vyskytují jak v Africe, tak v neotropické Americe. Podle DeJonga (2001) má původ v Americe, vedou ho k tomu výsledky molekulární analýzy, kterou provedl. V jeho studii sedí neotropické druhy na bázi fylogenetického stromu. Tato hypotéza je podpořena skutečností, že tyto druhy disponují jak větší genetickou variabilitou, tak morfologickou diverzitou, což může být vysvětlováno jako výsledek dlouhodobého selekčního tlaku na tuto skupinu. Naopak druhy africké tolik času neměli, a proto jsou i druhově chudší. Ve prospěch této teorie mluví i fakt, že neotropické druhy jsou diverzifikovanější ohledně náchylnosti být přenašeči schistosom – zatímco africké druhy se zdají být všechny vhodné jako mezihostitelé těchto parazitů, u neotropických druhů je téměř polovina druhů proti tomuto parazitovi rezistentní a neslouží jako jeho mezihostitel (DeJong et al. 2001). Americký původ může potvrdit i nález nejstarší fosilie na tomto kontinentu. (Parodiz 1969 in DeJong et al. 2001) Zda má tento rod kořeny v Jižní, nebo Severní Americe není zcela jasné, dle některých studií (Morgan et al. 2001) by se mohlo jednat o severoamerický původ.

Rod *Biomphalaria* se dá rozdělit na dvě druhově početné větve (obr. 2). První zahrnuje všechny africké rody společně s jedním neotropickým druhem *Biomphalaria glabrata*, druhá sdružuje zástupce vyskytující se výhradně na americkém kontinentu. Bazální k těmto dvěma větvím jsou další čtyři neotropické linie, které jsou si vzájemně fylogeneticky poměrně vzdálené. Jedná se o linie zastoupené vždy jedním druhem (*B. schrammi*, *B. peregrina*, *B. helophila*),



s výjimkou linie nejbližší příbuzné neotropické větvi. Ta zahrnuje druhy *B. obstructa*, *B. temascalensis* a blíže neurčený druh *Biomphalaria* sp. (nejspíše druh *B. havanensis*).

Za zmínku stojí příbuznost *B. schrammi* s druhem *Helisoma trivolvis*. Tyto dva druhy se totiž liší od ostatních zástupců rodu *Biomphalaria* v morfologii i rezistenci vůči napadení parazity rodu *Schistosoma*. Blízkou příbuznost zmíněných druhů prokázal i Morgan (2002), podle Vidigala (2000) je dokonce *B. schrammi* fylogeneticky blíže rodu *Helisoma* než zbylým zástupcům rodu *Biomphalaria*. Z DeJongovi (2001) studie však vyplývá, že fylogenetická příbuznost druhu *B. schrammi* k *H. trivolvis* je téměř stejná, jako k ostatním zástupcům rodu *Biomphalaria*. Na základě této skutečnosti se DeJong domnívá, že *B. schrammi* by mohla být přechodným článkem mezi rody *Helisoma* a *Biomphalaria* (DeJong et al. 2001).

Camptoceratini je oproti předešlému kladu zastoupen pouze jedním druhem, vyskytujícím se i na našem území – *Planorbarius corneus*. Jeho zařazení je ovšem nejednoznačné a potřebuje další revizi (Albrecht et al. 2007).

Jedinými dvěma dobře podpořenými taxony, jak na základě morfologie a anatomie (Hubendick 1955), tak molekulárně (Albrecht et al. 2007; Jørgensen et al. 2004; Morgan et al. 2002), jsou monofyletické a vzájemně sesterské klady Planorbini a Segmentini.

### **3 Porovnání tradičních znaků s novými technologiemi**

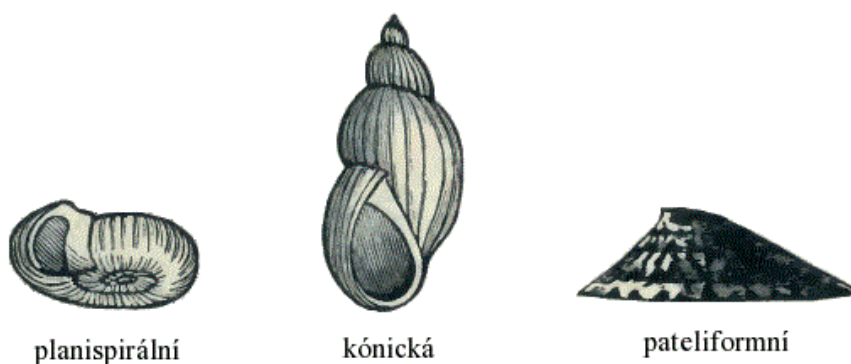
Tradičně se jako klíčové znaky, které ukazují na příslušnost k jednotlivým taxonům, berou znaky anatomické a morfologické. Rekonstrukce fylogeneze na základě těchto znaků ovšem není jednoduchá. Při určování fylogeneze je nutno na taxony nahlížet jako na jednotky zachycující evoluci (fylogenezi) a ne pouze typologii. Proto je potřeba určit, který znak byl původnější a který vznikl nově, což je velice obtížné. Jde toho docílit například porovnáním více různých znaků. Následně se potom můžeme pokusit z nich vyčíst, jakou cestou se asi evoluce ubírala, najít v nich nějaký trend, který by ukazoval na posloupnost změn, které vedli k evoluci taxonu. Celou situaci pak ještě ztěžuje vnitrodruhová a mezidruhová variabilita, se kterou se musí počítat jak při vymezení jednotlivých druhů, tak i vyšších taxonů. Ne všechny znaky jsou vhodné k tomu, aby se podle nich dal určit průběh evoluce. Znaky, které vymezují jednotlivé druhy jsou spíše nenápadné, minoritní a nějakým způsobem ozvlášťují své nositele a odlišují je tak od ostatních. Proto k tomuto určení nejsou příliš vhodné znaky snadno ovlivnitelné prostředím, ani ty, jež prodělávají sezónní změny (Hubendick 1955).

### 3.1 Morfologie a anatomie

Jako nejdůležitější morfologický znak, který disponuje značnou diverzitou co do tvaru a velikosti, je odjakživa brána stavba schránky (Baker 1945). U některých druhů je rozlišení na základě morfologie schránky velmi obtížné, a proto se přistupuje ke zkoumání vnitřních orgánů, které je podle (Hubendick 1955) při determinaci spolehlivější, než stavba ulity. Dalšími určovacími znaky mohou být pigmentace, tvar hlavy a tykadel, okraj (lem) a lalok pláště, noha a pseudožábry (Baker 1945).

#### 3.1.1 Konchologie

Při porovnávání morfologických znaků schránek plžů je nutné dbát velké opatrnosti, jelikož se jedná o strukturu, která vykazuje vysokou míru variability i u příslušníků stejného druhu. Tato variabilita je dána individuálním růstem a způsobem života, proto je žádoucí, porovnávat již plně dospělé jedince (Hubendick 1955). Navzdory těmto překážkám je ulita považována za důležitý determinační znak, jelikož dobře odráží vnitřní uspořádání těla plže. Baker (1945) sepsal obsáhlou monografii (The molluscan family Planorbidae) popisující všechny známé zástupce spadající do čeledi Planorbidae v té době. Podle Hubendicka (1955) se Baker opíral především o znaky konchologické, porovnání anatomických struktur využil spíše k ověření typologie než fylogeneze. Přestože jsou jeho morfologické popisy velmi detailní, dopustil se Baker (i přes svou velkou zdatnost v oblasti pitvy), několika vážných chyb při determinaci a následné interpretaci výsledků. Některé z nich byly doajista zapříčiněny selháním při práci s mikrotomem, která je zásadní při určování struktur u takto drobných živočichů. Kritiku od Hubendicka si vysloužil i tím, že do své práce zahrnul pouze konvenční planorbidy tj. ty s planispirální ulitou. Přitom čeleď Planorbidae disponuje třemi různými typy schránek – kónická, planispirální a pateliformní (obr. 2).



Obrázek 2 – Typy ulit, převzato a upraveno ze Zoology descriptive and practice (Colton 1903)

Důležitost morfologických znaků schránky vyzdvihl ve své práci Zavoral (2010), kde se zabýval rodem *Anisus* na našem území. Na základě výsledků molekulárních dat společně s porovnáním morfologických a anatomických znaků došel k závěru, že v případě druhů *A. leucostoma* a *A. spirorbis* jsou původní anatomické znaky (Baker 1945) nevhodné pro jejich nedostatečnost určit přesné hranice, oddělující tyto druhy. Jako spolehlivější se ukázalo porovnání předposledního a posledního závitů ulity, kdy je podle poměru jejich velikosti snadné jednoznačně určit příslušnost k danému druhu. Stejně tak se mu podařilo potvrdit věrohodnost konchologických znaků při určování zbylých druhů rodu *Anisus* (Zavoral 2010).

Je nasnadě, že zástupci se stejným typem ulity by mohli tvořit jednu vývojovou linii, ale vše naznačuje, že tomu tak není. Částečně toto tvrzení platí u podčeledi Planorbinae, kde se zdá, že všichni zástupci disponují pouze planispirální ulitou (Albrecht et al. 2007). Naopak, v podčeledi Bulininae, která obsahuje pouze dva rody (*Bulinus* a *Indoplanorbis*), má každý z rodů jiný typ ulity – kónickou a planispirální. Podle Hubendicka (1955) vznikla planispirální ulita u rodu *Indoplanorbis* nezávisle, výskyt stejného typu ulity v rámci skupiny Planorbinae nesouvisí s jejich příbuzností.

Pokud jde o ulitu pateliformní, jedná se o nejkontroverznější typ ulity z pohledu zařazení do systému Planorbidů. Tradičně se všichni tito plži řadili do jednoho taxonu – Ancyliidae, přesto tato skupina vyvolávala značnou nespokojenost, kvůli nedostatečné znalosti anatomie (Walker 1923 in Burch 1962).

Postupně se od této skupiny začali oddělovat jednotlivé linie, jako například rod *Acroloxus* (Bondesen 1950; Burch 1962), který se od zbývajících druhů v této skupině liší pravotočivostí vnitřních orgánů (Burch 1962). Již Hubendick (1978 in Albrecht et al. 2007) si však všiml podobnosti ancyliidů a planorbidních plžů v anatomických znacích a prosazoval myšlenku, že by měli být tyto dva taxony spojeny do jednoho s názvem Ancyloplanorbidae. Za tuto myšlenku byl svými současníky dosti kritizován. Burch (1982) jeho návrh odmítal na základě odlišnosti krevního barviva, kdy zástupci čeledi Planorbidae mají červený hemoglobin na rozdíl od ancyliidů, u kterých se vyskytuje modrý hemocyanin. Výsledky molekulární analýzy (Albrecht et al. 2007) však mluví ve prospěch Hubendicka, ancyliidní plži zde tvoří striktně monofyletickou větev, ale jsou rozděleni do třech linií v čeledi Planorboidea.

Podle Hubendicka (1962 in Albrecht et al. 2004) vznikla pateliformní ulita redukcí závitů a rozšířením jejího ústí. Tento typ ulity není omezen pouze na příslušníky čeledi Planorbidae, vyskytuje se i ostatních příbuzných čeledí spadajících do podřádu Basommatophora, dokonce i u zcela nepříbuzných taxonů plžů (Pateliformes) a měkkýšů (Monoplacophora) (Lindberg a Ponder 2001). Pateliformní ulita přináší svým nositelům značné výhody, hlavně jim dovoluje

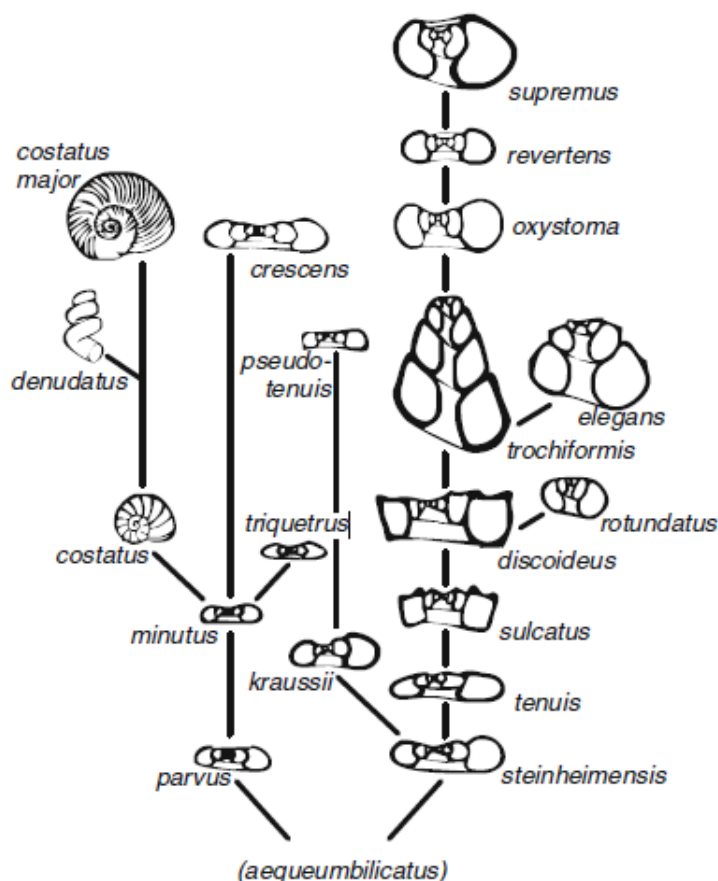
prežít i v méně příznivých podmínkách. Nejvíce vyzdvihovaná je schopnost pevného přilepení k podkladu (Albrecht et al. 2004). Díky tomu mohou obývat i silně tekoucí vody, aniž by byli odneseni proudem (Geldiay 1956). To jim dává možnost osidlovat i habitaty, ve kterých by se jejich příbuzní s kónickou nebo planispirální ulitou neuchytili (Dussart 1987; Streit 1981). Další přednosti pateliformní ulity jsou odolnost vůči slunečnímu záření, (Denny 2000), nebo tolerance nízké koncentrace kyslíku, způsobená větším povrchem plášťové dutiny (Lindberg a Ponder 2001). Vzhledem k tomu, že ancyliidní zástupce jen zřídka najdeme mimo vodní plochu a hned první zmíněná výhoda značí, že obývají tekoucí vody, kde problém s kyslíkem většinou není, nebere Albrecht (2004) tyto vlastnosti jako relevantní pro vznik pateliformní ulity. Zmíněný typ ulity tedy nejspíše vznikl konvergentní evolucí, tj. u různých taxonů se v závislosti na daném prostředí vyvinul podobný znak, kterým je tento jedinečný tvar schránky (Albrecht et al. 2004). Přítomnost tohoto znaku i napříč vzdálenými taxony (např. mořské přílipky) naznačuje, že jeho vznik není nijak složitý a zahrnuje nejspíš jen pár změn v genomu (Davis a Ruff 1973 in Albrecht et al. 2004).

Otázkou zůstává, jakou roli hrála morfologie schránky v evoluci čeledi Planorbidae. Podle Albrechta (2007) je totiž rod *Burnupia* bazální linií a je tedy možné, že by předek planorbidů měl pateliformní ulitu. Jelikož není znám původ čeledi Planorbidae naskytují se dvě možné varianty bazálního uspořádání této čeledi. První, ve které jsou planorbidům blízce příbuzní zástupci čeledi Acroloxiidae, která disponuje pateliformní ulitou, a tím pádem může být tento typ schránky považován za původní. To by znamenalo, že planispirální typ schránky u podčeledí Planorbinae a Bulininae vznikl v evoluci několikrát nezávisle na sobě. V druhé verzi jsou k čeledi Planorbidae bazální taxony Physidae a Lymnaeidae, které mají kónickou ulitu. Z toho by vyplývalo, že pateliformní typ schránky vzniknul u čeledi Planorbidae třikrát nezávisle na sobě (Albrecht et al. 2007).

### 3.1.2 Paleontologie

Jelikož vápenitá schránka dobře fosilizuje, je možné konfrontovat fylogenetické studie se studiem paleontologických nálezů. Je ovšem důležité k tomu přistupovat s velkou obezřetností, kvůli značné morfologické variabilitě, kterou zástupci čeledi Planorbidae disponují (Meier-Brook 1984). Jedním z významných nalezišť, kde se zachovali fosilie planorbidů, je Steinheimská kotlina, která se nachází na jihu Německa. Její vznik je připisován dopadu meteoritu, který je datován do doby před patnácti miliony lety (Rocholl et al. 2011 in Rasser 2014). Následně byl kráter zatopen vodou a vytvořilo se zde jezero (Gorthner 1992 in Rasser 2014), ve kterém žili mimo jiných i plži čeledi Planorbidae a jejich schránky se zachovali až do

současnosti. Jako jeden z prvních, kteří se podíleli na výzkumu planorbidních plžů v této oblasti byl Hilgendorf, svou první publikaci vydal již v roce 1863. Na základě konchologických znaků sestavil nejstarší fylogenetický strom rodu *Gyraulus* (obr. 3) postavený čistě na fosilních záznamech (Rasser 2006 in Rasser 2014) a byl tak prvním vědcem, který vnesl Darwinovu evoluční teorii do paleontologie (Janz 1999).

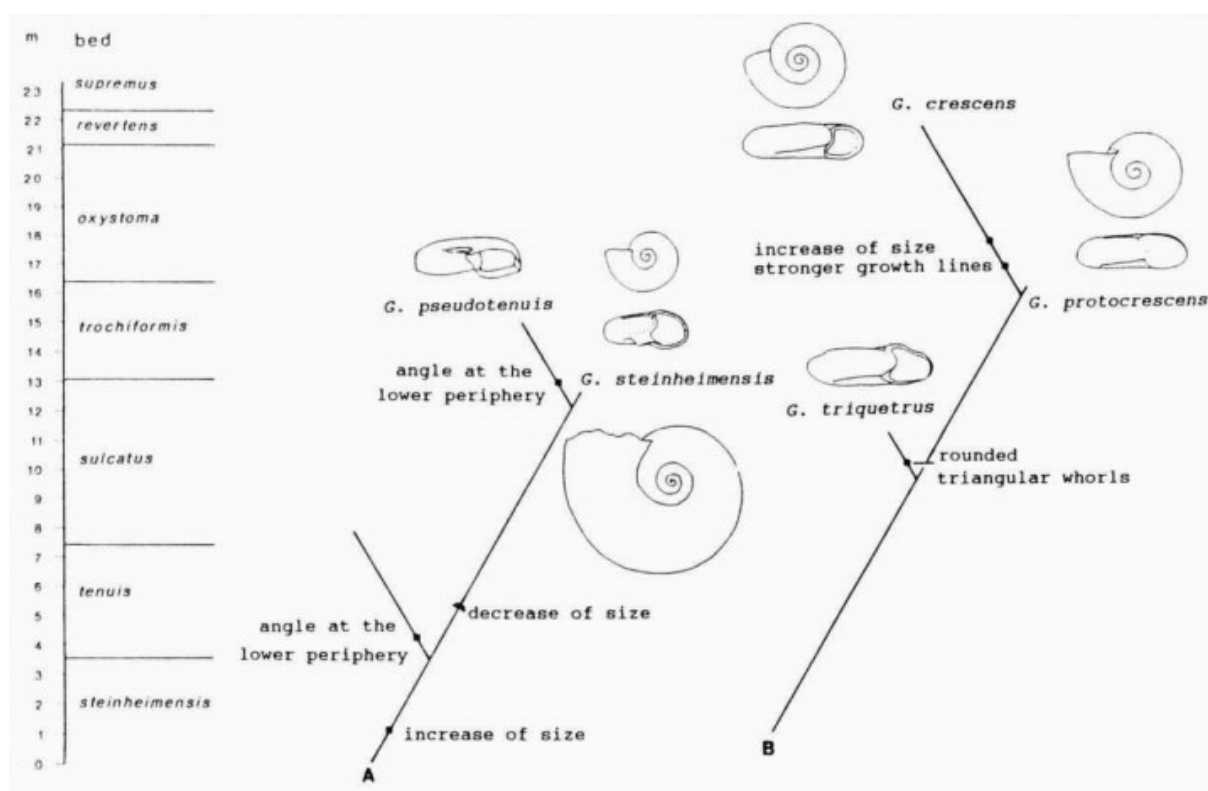


Obrázek 3 – Fylogenetický strom rodu *Gyraulus* podle Hilgendorfa (1879), převzato od M. W. Rasser (2014)

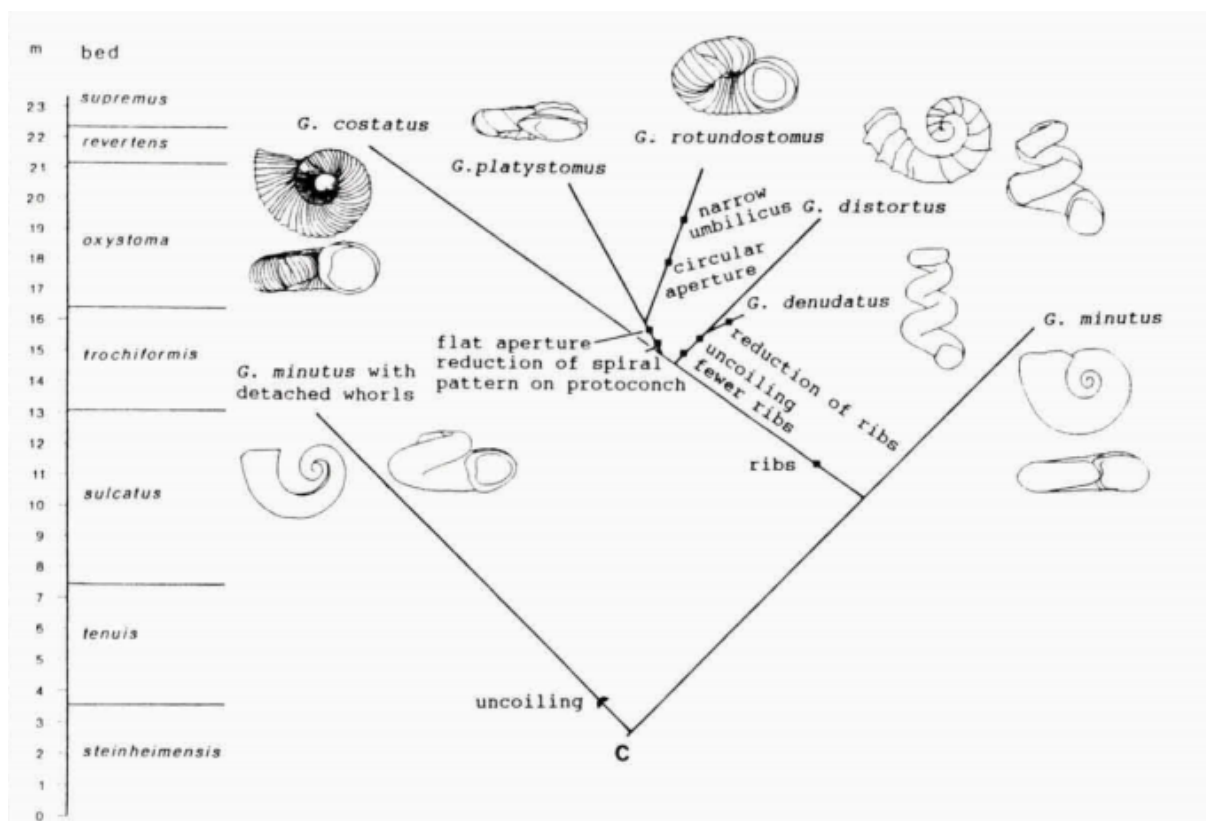
Na jeho práci následně navázalo nespočet autorů, jelikož však jejich práce vycházeli v německém jazyce, nedostalo se tomuto tématu tolik pozornosti, jakou by zasluhovalo. Hilgendorf během svého bádání často měnil názvosloví, a bylo tedy matoucí, zda jednotlivé odlišnosti v morfologii schránek považuje za znaky, které vymezují samostatné druhy, nebo je pokládá za různé morfotypy jednoho druhu (*Planorbis multiformis*). Nakonec uvedl, že se podle jeho názoru skutečně jedná o samostatné druhy, přesněji určil devět nových druhů, které rozdělil do dvou linií (Hilgendorf 1863 in Rasser 2014).

Do první poloviny dvacátého století byli však autoři (Gottschick a Wenz, 1919–1922 in Rasser 2014), kteří na něj navázali, přesvědčeni, že se jedná o různé ekofenotypy způsobené změnou ekologických podmínek. Naopak ke konci století začal být prosazován názor, že jde o samostatné druhy (Reif 1983 in Rasser 2014).

Nützel a Bandel (1993) ve své práci porovnali druhy steinheimské kotliny a na základě konchologických znaků je rozdělili do tří oddělených linií. První, zahrnující druhy *G. steinheimensis* a *G. pseudotenuis*, která má tendenci k zvětšování ulity a tvoření morfologických abnormalit (kotoučovitý tvar, hranaté obústí, kýl). Druhá skupina je více konzervativní, tvar ulity je vždy planispirální a je hladká. Jednotlivé druhy (*G. crescens*, *G. protocrescens* a *G. triquetrus*) jsou rozlišovány na základě minoritních rozdílů ve velikosti a tvaru závitů (obr. 4). Poslední skupina disponuje největší morfologickou variabilitou a spadá sem také nejvíce druhů (druhy příbuzné *G. minutus*). Jsou zde zástupci s ulitou, která nemá jednotlivé závitů spojené k sobě (někdy v takové míře, že připomíná vývrtku), žebrování a kotoučovitý tvar se zde objevuje často. Najdeme zde ovšem i zástupce s klasickým planispirálním tvarem ulity, na rozdíl od předchozích dvou skupin mají vždy kruhový průřez závitů (obr. 5).



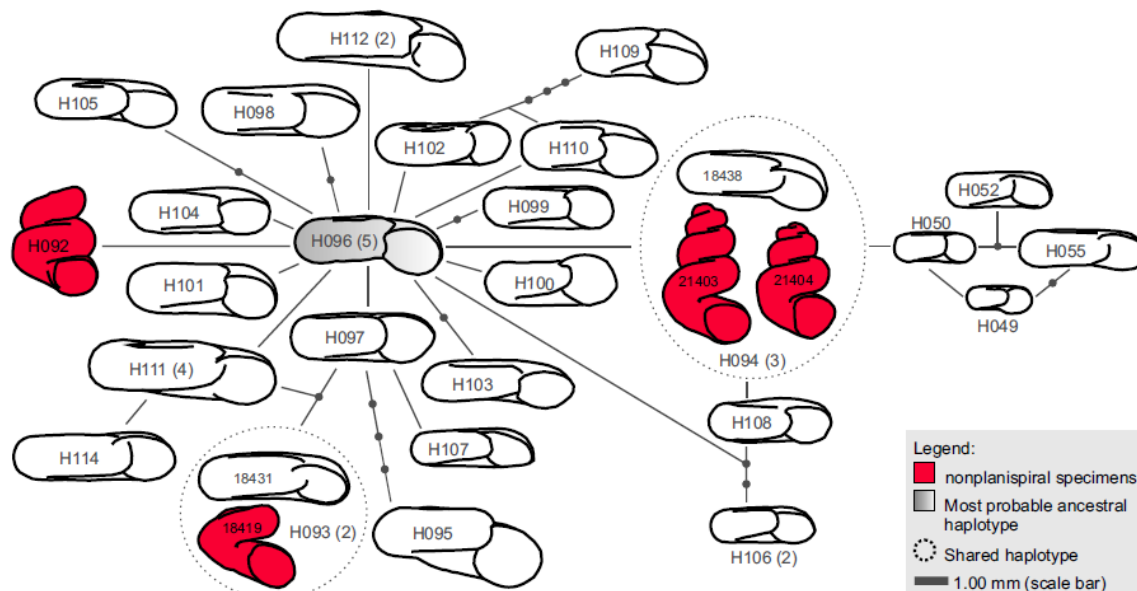
Obrázek 4 – Schéma fylogenetického stromu rodu *Gyraulus* podle Nützel a Bandel (1993)



Obrázek 5– Schéma fylogenetického stromu rodu *Gyraulus* podle Nützel a Bandel (1993)

Z této studie vyplývá, že rod *Gyraulus* má obrovskou schopnost morfologické plasticity oproti jiným vodním plžům, a lze to brát jako evoluční znak tohoto rodu (Nützel a Bandel 1993). Navíc se ukazuje, že konchologické znaky jsou vhodné k rekonstrukci fylogeneze, což je v rozporu s (Hubendick 1955) míněním, podle kterého jsou konchologické znaky při určování fylogenetických vztahů v rámci čeledi Planorbidae nedostatečné.

V roce 2015 vyšla nová studie (Clewing et al. 2015), která zkoumala příčinu morfologické variability schránky u rodu *Gyraulus*. Cílem bylo přijít na to, zda se jedná o vliv prostředí, nebo má tato variabilita genetický základ. Jako vzorky použili současně žijící druhy z oblasti Tibetské náhorní plošiny (konkrétně jezero Bangong), překvapivě se jim podařilo získat všechny morfotypy (včetně schránky ve tvaru vývrtky), korespondující s nálezem v Seiheimské kotlině (Rasser 2013). Výsledky ukazují, že se spíše jedná o vliv prostředí než genetické předpoklady, a tudíž má aberantní vzhled ulity na svědomí ekofenotypová plasticita (obr. 6).



Obrázek 6 - Fylogenetická síť zachycující různé morfotypy u jedinců se stejným haplotypem. Převzato z Clewing et al. 2015

Nicméně je pořád záhadou, jaká skutečnost vedla k tak razantní změně v morfologii schránky. Podle výzkumů se totiž jezero Bangong nijak výrazně neliší v abiotických podmínkách od ostatních jezer, snad jen v hodnotě pH (Økland 1990 in Clewing et al. 2015). Důvodem by proto mohl být predanční tlak, u kterého bylo prokázáno, že má vliv na změnu tvaru schránky. Tento jev byl popsán u mořských plžů (rod *Nucella*) (Kitching et al. 1966) i u sladkovodních mlžů (Inoue et al. 2013). Rasser a Covich (2014) se taktéž domnívají, že silnostěnné ulity u rodu *Gyraulus* se vyvinuli v závislosti na predančním tlaku. Na základě pravidelných děr v ulitách však nebyli schopni identifikovat, o jaké predátory se vlastně jedná. Bohužel, vliv predátorů na změnu v morfologii ulity můžeme v tomto případě vyloučit, jelikož žádný z potenciálních dravých druhů (např. vážky a vodní brouci) nebyl na lokalitě, kde se našli zástupci s vývrtkoidní ulitou, nalezeni. Navíc byl u některých embryonálních ulit zaznamenán jejich nepravidelný růst, což nemá s predací nic společného (Clewing et al. 2015). Další vliv by mohla mít přítomnost parazitů, u kterých je prokázáno, že mohou být příčinou zvětšení ulity (Krist 2000), ale tato skutečnost se v tomto případě nepodařila prokázat. Ve změně morfotypu tedy nejspíše nehrají roli biotické faktory.

Dle názoru paní Clewing (2015) přispívá ke změně morfologie ulity nestabilita prostředí, ve kterém se plži nacházejí. Důkazem může být i fakt, že některé druhy vytváří takto aberantní typy schránek pouze po přenesení do prostředí laboratoře (Basch 1968 in Clewing et al. 2015). Jelikož tento typ schránky nepřináší svým nositelům zvláštní výhody (spíše naopak), je záhadou, proč vlastně vzniká. Je potřeba provést další studie, například jestli má aberantní typ schránky vliv na pohlavní výběr a následnou reprodukci, asortativní párování a přezkoumat genovou expresi funkčních genů (Clewing et al. 2015).



### 3.1.3 Trávicí soustava

Z trávicí soustavy se jako morfologický znak používáná především radula. Dle Hubendickova názoru (1955) je však její význam jakožto taxonomického znaku přeceňován a musí se k němu přistupovat opatrně, z důvodu malé velikosti, kvůli které může snadno dojít k chybám při určování. Nicméně variabilita v morfologii raduly je obrovská a dodnes se bere jako klíčový poznávací znak (Meier-Brook 1983; Walker 1988). Odlišnosti v radule se týkají hlavně počtu a postavení zoubků, které tvoří struhadlo, s jehož pomocí je potrava nastrouhána a následně strávena. Tyto rozdíly někdy od sebe odlišují celé rody, někdy jde o znak rozlišující pouze dva druhy od sebe. Obecně ji lze využít pro odlišení vyšších taxonomických jednotek (Hubendick 1955).

V rámci čeledi Planorbidae rozeznáváme dva hlavní typy raduly, které se od sebe liší přítomností hrbolků na marginálních (okrajových) zubech raduly. Zatímco první typ zubu je podstatně delší, šikmý a má hrbolky po celém okraji, u druhého (a kratšího) se hrbolky vyskytují pouze v jeho posteriorní části. Tento typ najdeme výhradně u zástupců se skupiny Planorbinae, zatímco ten první (s výběžky po celém okraji) charakterizuje celou větev Bulininae a některé zástupce skupiny Planorbinae. Tyto odlišnosti v radule jsou užitečné při určení zástupců čeledi Planorbidae a jejich výskyt naznačuje na možnou spojitost mezi větví Bulininae a Planorbinae. Ovšem radulu s šikmými zuby mají i jiní zástupci plicnatých plžů, například čeleď Lymnaeidae, kam patří známá plovatka bahenní (*Lymnaea stagnalis*). Z toho vyplývá, že jde asi o ancestrální znak plicnatých plžů a u některých zástupců čeledi Planorbidae stále přetrvává. Zdá se ovšem, že druhý typ raduly se nejspíše vyvinul z tohoto původního a představuje další krok vpřed v evoluci těchto plžů. Nicméně u dalších zástupců čeledi Planorbidae se vyvinuli i jiné než tyto dva popsané typy marginálních zubů (Hubendick 1955).

K dalšími znakům, spadajících do trávicí soustavy, mohou být řazeny žaludek, tvar a uložení střev, morfologie slinných žláz a vzhled čelistí. Odlišnosti v těchto znacích bohužel nejsou u planorbidů signifikantní. Čelisti jsou povětšinou dosti homogenní, rozdíly zde najdeme v míře chitinizace (Hubendick 1955).

### 3.1.4 Pohlavní soustava

Samčí pohlavní soustava disponuje znaky, které mohou být použity k determinaci druhu. Dá se zde odlišit několik různých typů penisů a některých zvláštních specializací, přizpůsobených ke kopulaci. Lze zde zachytit i některé trendy vývoje pohlavní soustavy a porovnat je mezi sebou, což je důležitým vodítkem k odhalení fylogeneze této čeledi. Samčí

pohlavní orgán je z morfologického hlediska velmi různorodý i na vnitrodruhové úrovni, a proto je třeba na to myslet při porovnávání, aby nedošlo k chybě (Hubendick 1955).

V rámci čeledi Planorbidae můžeme nalézt dva hlavní typy samčích kopulačních orgánů – normální penis (vyskytující se u skupiny Planorbinae) a ultra-penis, kterým disponují zástupci skupiny Bulininae. Na základě tohoto znaku bylo navrženo rozdělení čeledi Planorbidae na dvě podčeledi – Planorbinae a Bulininae (Larambergue 1939a in Hubendick 1955), které se potvrdilo na základě molekulární analýzy (Albrecht et al. 2007; Morgan et al. 2002).

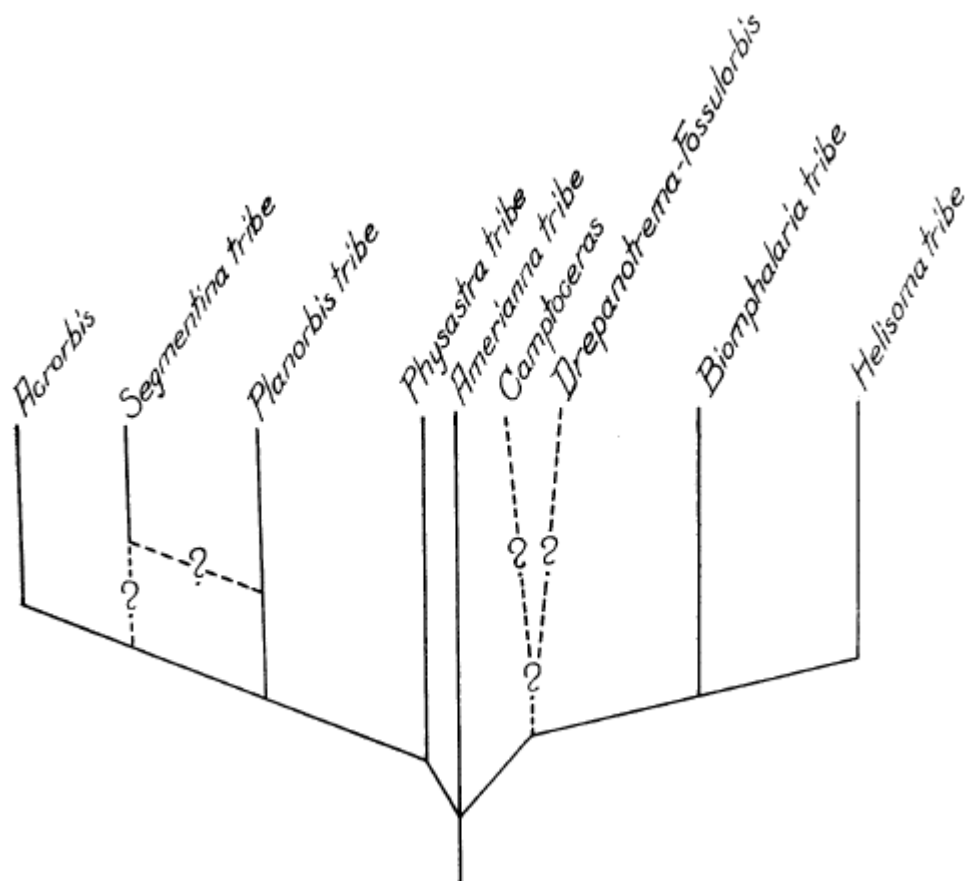
Porovnávání velikostí a délek jednotlivých částí pohlavní soustavy u zafixovaných preparátů můžeme dle názoru Hubendicka (1955) vyloučit, kvůli možným poškozením a umělým změnám vzniklých při jejich fixaci. Často totiž dochází k individuálnímu scvrknutí částí orgánů, výsledek preparace se také odvíjí od míry zatažení jedince do ulity. Meier-Brook (1976) se snažil na zástupcích rodu *Planorbis* vyzkoumat, jak velký vliv má míra relaxace u zafixovaných jedinců na proporce jednotlivých částí pohlavní soustavy. Zjistil, že jedinou částí, u které je délka podmíněna mírou zatažení do ulity je *praeputium* (předkožka), ostatní části reprodukčního systému se nezdají být nijak výrazně ovlivněny.

Jelikož penis hraje zásadní roli při rozmnožování, má jeho evoluce větší váhu než marginální zoubky raduly, jejichž diferenciace nejspíše vznikla na základě jedné evoluční události. Vývoj morfologie penisu probíhal nejspíše postupně, na základě několika evolučních událostí a v závislosti na přírodním výběru. Hubendick (1955) se domnívá, že ultra-penis se vyvinul z normálního penisu. Svůj předpoklad dokládá faktem, že pohlavní orgán musí splňovat svůj účel, pokud má být zachována fertilita jedince a tím i reprodukce. V případě, že by byl ultra-penis původním znakem a normální se posléze vyvinul nezávisle, museli by jedinci projít obdobím, kdy by nebyli schopni pohlavního rozmnožování. I to je ovšem možné, protože je známo, že někteří zástupci této čeledi jsou schopni samooplození (Goldman et al. 1983) takže by pro ně absence pohlavního orgánu nebyla překážkou.

Podčeleď Planorbinae se podle (Hubendick 1955) dá rozdělit do několika linií, podle rozdílu v pohlavní soustavě (obr. 7). Rozeznáváme zde tři linie, které navzájem spojuje stejný typ raduly: Planorbis, Segmentina a Acrorbis. Pod linii Planorbis spadají rody *Planorbis*, *Anisus*, *Gyraulus*, *Armingier*, *Choanomphalus*. Tato linie je někdy označována jako Planorbini. Synapomorfii pro všechny zástupce této skupiny je absence záhybů pláště (Meier-Brook 1984). Rod *Planorbis*, jak se zdá, vykazuje spoustu pleziomorfních znaků, které můžeme nalézt napříč celou skupinou Planorbini, bohužel u něj nenajdeme žádný unikátní znak, který by ho vymezoval od ostatních druhů. Podle Hubendicka (1955) se nejspíše jedná o kmenový rod této skupiny, u ostatních zkoumaných druhů v rámci Planorbini se jako apomorfie vyskytuje dutý peniální stylet,

který může značit její monofyletický charakter. Hubendick je toho názoru, že jde o odvozený znak a jeho absence u rodu *Planorbis* ukazuje na možné bazální postavení v rámci linie Planorbini.

Linie Segmentina (někdy označována jako Segmentini) zahrnuje zástupce rodů *Segmentina*, *Polypylis*, *Intha*, *Pingiella*, *Hippeuts* a *Helicorbis*. Znakem, který sdílí se svou sesterskou větví Planorbini, je oddělený kanálek prostaty, odlišuje se však přítomností vlášení (flagellum) a drobných zvláštností na kopulačním orgánu (Hubendick 1955).



Obrázek 7 – Schéma znázorňující pravděpodobné vztahy mezi liniemi v rámci podčeledě Planorbinae podle Hubendicka (1955).

Poslední linie Acrorbis (sestavající z jediného rodu *Acrorbis*) sdílí do jisté míry znaky obou předešlých linií. Hubendick (1955) ji pokládá za nejmladší větev, kvůli přítomnosti pseudodextrální ulity, která je podle něj nejodvozenější. Stejně jako u linie Segmentini, se zde vyskytuje vlášení na penisu, oddělený kanálek prostaty ale chybí. Celkově je jeho pohlavní soustava mnohem jednodušší než u předešlých linií. Z toho lze vyvodit dva závěry:

- 1) flagella u linií Acrorbis a Segmentini nejsou stejného původu, změny v prostatě by pak byly výsledkem evoluce
- 2) vlášení je u těchto linií homologické a v tom případě se oddělený kanálek prostaty vytvořil u Segmentini a Planorbini nezávisle na sobě (Hubendick 1955)

Nově byla zkoumána i morfologie spermií, konkrétně u čtyř druhů čeledi Planorbidae (*Ancylus fluviatilis*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*, *Segmentina nitida*). Při porovnání výsledků společně s dalšími pracemi, zabývajícími se morfologií pohlavních buněk (viz Soldatenko a Strahov 2016), byly zjištěny neshody s taxonomickým zařazením, založených na tradičních znacích. Proto bude nutné provést další revizi této čeledi a zohlednit možné vztahy vyplývající z provedené studie. Je nutné prozkoumat pozici Segmentininae jakožto podčeledi. Přítomnost jedinečných znaků týkajících se morfologie spermií, stejně tak jako odlišnost této skupiny od ostatních planorbidů v morfologii schránky, procesech pohlavní a zažívací soustavy (Baker 1945) a způsobu epigamního chování (Soldatenko a Petrov 2012) naznačuje, že by se mohlo jednat o samostatnou čeleď v rámci Planorboidea.

Postavení *P. corneus*, je stále nejasné. Podle morfologických a anatomických znaků (Meier-Brook 1984 in Albrecht et al. 2007) je mu připisována příbuznost k rodu *Helisoma*. Unikátní morfologie terminálního disku (anulus) ho naprosto odlišuje ode všech zástupců skupiny Hygrophila (Soldatenko a Shatrov 2016). Zda tímto znakem disponuje i rod *Helisoma*, není zatím prozkoumáno, ale je klíčové to zjistit, jelikož analýza molekulárních dat žádnou příbuznost mezi rody *Helisoma* a *Planorbarius* nezachytila (Albrecht et al. 2007).

Při prostudování zbylých dvou druhů *P. planorbis* a *A. fluviatilis* se potvrdila jejich možná příbuznost na základě podobností ve stavbě spermie (Soldatenko a Shatrov 2016). Značné rozdíly v jejich morfologii schránky, orgánů i počtu chromozomů (Burch 1962) korespondují s výsledkem analýzy (Albrecht et al. 2007) podle které by se mohlo jednat o nezávislé sesterské skupiny, spadající do nadčeledi Planorboidea.

## 4 Závěr

Cílem této práce bylo vytvořit ucelený přehled fylogeneze čeledi Planorbidae. Byly diskutovány jednotlivé znaky, na jejichž základě je možné rekonstruovat fylogenezi této čeledi. Mimo markerů molekulární analýzy k těmto znakům patří především morfologie schránky a části samčí pohlavní soustavy. Jedinými taxony, u kterých se pohled na jejich fylogenetické postavení v průběhu let nezměnil, jsou podčeleď Bulininae a dva taxony v rámci podčeledi Planorbinae – Planorbini a Segmentini. Dále se vyjasnilo postavení zástupců s pateliformní schránkou, podle nových studií nejspíše skutečně patří do čeledi Planorbidae. K objasnění příbuznosti zbylých taxonů však bude za potřebí provést ještě další analýzy.

## 5 Použitá literatura

- ALBRECHT, C., K. KUHN a B. STREIT, 2007. A molecular phylogeny of Planorboidea (Gastropoda, Pulmonata): insights from enhanced taxon sampling. *Zoologica Scripta* [online]. **36**(1), 27–39. ISSN 0300-3256, 1463-6409. Dostupné z: doi:10.1111/j.1463-6409.2006.00258.x
- ALBRECHT, C., T. WILKE, K. KUHN a B. STREIT, 2004. Convergent evolution of shell shape in freshwater limpets: the African genus *Burnupia*. *Zoological Journal of the Linnean Society* [online]. **140**(4), 577–586. ISSN 0024-4082. Dostupné z: doi:10.1111/j.1096-3642.2003.00108.x
- BAKER, F. C., 1945. *The molluscan family Planorbidae* [online]. B.m.: Urbana : The University of Illinois Press [vid. 2018-08-11]. Dostupné z: <http://archive.org/details/molluscanfamilyp00bake>
- BASCH, P. F., 1968. A scalariform *Biomphalaria glabrata*. *Nautilus* **82**:21.
- BONDESEN, P., 1950. *A Comparative Morphological-biological Analysis of the Egg Capsules of Freshwater Pulmonate Gastropods. Hygrophila. Basommatophora, Pulmonata. (Repr. from Natura Jutlandica. Vol. 3).*
- BURCH, J. B., 1962. Cytotaxonomic studies of freshwater limpets (Gastropoda: Basommatophora). I. The European lake limpet, *Acroloxus lacustris*. *Malacologia*. **1**(1), 55–72.
- BURCH, J. B., 1982. North American freshwater snails: identification keys, generic synonymy, supplemental notes, glossary, references, index. *Walkerana*, **4**, 1–365.
- CLEWING, C., F. RIEDEL, T. WILKE a C. ALBRECHT, 2015. Ecophenotypic plasticity leads to extraordinary gastropod shells found on the “Roof of the World”. *Ecology and Evolution* [online]. **5**(14), 2966–2979. ISSN 20457758. Dostupné z: doi:10.1002/ece3.1586
- COLTON, B. P., 1903. *Zoology, descriptive and practical* / [online]. Boston : D.C. Heath & Co., Publishers,. Dostupné z: <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/34905>
- DAVIS, G. M. a M. D. RUFF, 1973. *Oncomelania hupensis* (Gastropoda: Hydrobiidae): hybridization, genetics, and transmission of *Schistosoma japonicum*. *Malacological Review*. **6**, 181–197.
- DEJONG, R. J., J. A. T. MORGAN, W. L. PARAENSE, J. POINTIER, M. AMARISTA, P. F. K. AYEK-KUMI, A. BABIKER, C. S. BARBOSA, P. BRÉMOND, A. PEDRO CANESE, De SOUZA, C. PEREIRA, C. DOMINGUEZ, S. FILE, A. GUTIERREZ, R. N. INCANI, T. KAWANO, F. KAZIBWE, J. KPIKPI, N. J. S. LWAMBO, R. MIMPFOUNDI, F. NJIOKOU, J. NOËL PODA, M. SENE, L. E. VELÁSQUEZ, M. YONG, C. M. ADEMA, B. V. HOFKIN, G. M. MKOJI a LOKER, E. S., 2001. Evolutionary Relationships and Biogeography of *Biomphalaria* (Gastropoda: Planorbidae) with Implications Regarding Its Role as Host of the Human Bloodfluke, *Schistosoma mansoni*. *Molecular Biology and Evolution* [online]. **18**(12), 2225–2239. ISSN 0737-4038. Dostupné z: doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a003769
- DENNY, M.W., 2000. Limits to optimization: fluid dynamics, adhesive strength and the evolution of shape in limpet shells. *Journal of Experimental Biology*. **203**(17), 2603.

DUSSART, G. B. J., 1987. Effects of Water flow on the Detachment of Some Aquatic Pulmonate Gastropods. *American Malacological Bulletin*. **5**(1), 65–72. ISSN 0740-2783.

GELDIAY, R., 1956. Studies on Local Populations of the Freshwater Limpet *Ancylus fluviatilis* Muller. *Journal of Animal Ecology* [online]. **25**(2), 389–402. ISSN 00218790, 13652656. Dostupné z: doi:10.2307/1933

GOLDMAN, M. A., P.T. LOVERDE a C. L. CHRISMAN, 1983. Hybrid Origin of Polyploidy in Freshwater Snails of the Genus *Bulinus* (Mollusca: Planorbidae). *Evolution* [online]. **37**(3), 592–600. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.2307/2408272

GORTHNER, A., 1992. Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeit-Seen. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde B 190: 1–173.

GOTTSCHICK, F., W. Wenz, 1919–1922. Die Land- und Süßwassermollusken des Tertiärbeckens von Steinheim am Albuch. *Nachrichtsblatt der deutschen malakozoologischen Gesellschaft* 51: 1–23; 52: 120–127; 53: 33–47; 54: 06–109.

HILGENDORF, F., 1863. Beiträge zur Kenntnis des Süßwasserkalkes von Steinheim. Unpublished Dissertation, University of Tübingen.

HORSÁK, M., L. JUŘIČKOVÁ a J. PICKA, 2013. *Měkkýši České a Slovenské republiky = Molluscs of the Czech and Slovak Republics*. Zlin: Nakladatelství Kabourek. ISBN 978-80-86447-15-5.

HUBENDICK, B., 1955. Phylogeny in the Planorbidae. *The Transactions of the Zoological Society of London* [online]. **28**(6), 453–542. ISSN 1469-7998. Dostupné z: doi:10.1111/j.1096-3642.1955.tb00004.x

HUBENDICK, B., 1962. Patelliform shape and classification. *Proceedings of the First European Malacological Congress*, 61–67.

HUBENDICK, B., 1978. Systematics and comparative morphology of the Basommatophora. In V. Fretter & J. Peake (Eds) *Pulmonates*, Vol. 2A Systematics, Evolution and Ecology (pp. 1–47). London: Academic Press

INOUE, K., D. M. HAYES, J. L. HARRIS a A. D. CHRISTIAN, 2013. Phylogenetic and morphometric analyses reveal ecophenotypic plasticity in freshwater mussels *Obovaria jacksoniana* and *Villosa arkansasensis* (Bivalvia: Unionidae). *Ecology and Evolution* [online]. **3**(8), 2670–2683. ISSN 2045-7758. Dostupné z: doi:10.1002/ece3.649

JANZ, H., 1999. Hilgendorf's planorbid tree-the first introduction of Darwin's Theory of Transmutation into palaeontology. *Paleontological Research* [online]. **3**(4), 287–293. ISSN 1342-8144, 1880-0068. Dostupné z: doi:10.2517/prpsj.3.287

- JØRGENSEN, A., T. K. KRISTENSEN a J. R. STOTHARD, 2004. An investigation of the “Ancyloplanorbidae” (Gastropoda, Pulmonata, Hygrophila): preliminary evidence from DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. **32**(3), 778–787. ISSN 10557903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2004.02.011
- KITCHING, J. A., L. MUNTZ a F. J. EBLING, 1966. The Ecology of Lough Ine. XV. The Ecological Significance of Shell and Body Forms in Nucella. *Journal of Animal Ecology* [online]. **35**(1), 113–126. ISSN 00218790, 13652656. Dostupné z: doi:10.2307/2693
- KRIST, A. C., 2000. Effect of the digenean parasite *Proterometra macrostoma* on host morphology in the freshwater snail *Elimia livescens*. *The Journal of Parasitology* [online]. **86**(2), 262–267. ISSN 0022-3395. Dostupné z: doi:10.1645/0022-3395(2000)086[0262:EOTDPP]2.0.CO;2
- LARAMBERGUE, M. de, 1939 a. Etude de l’Autofécondation chez les gastropodes pulmonés, recherches sur l’Aphallie et la fécondation chez *Bulinus (Isidora) contortus*. Michaud. *Bull. biol. Fr. Belg.* 73, 231.
- LINDBERG, D. R. a W. F. PONDER, 2001. The influence of classification on the evolutionary interpretation of structure a re-evaluation of the evolution of the pallial cavity of gastropod molluscs. *Organisms Diversity & Evolution* [online]. **1**(4), 273–299. ISSN 1439-6092. Dostupné z: doi:10.1078/1439-6092-00025
- LIU, L., M. M. H. MONDAL, M. A. IDRIS, H. S. LOKMAN, P. R. V. J. RAJAPAKSE, F. SATRIJA, J. L. DIAZ, E. S. UPATHAM a S. W. ATTWOOD, 2010. The phylogeography of *Indoplanorbis exustus* (Gastropoda: Planorbidae) in Asia. *Parasites & Vectors* [online]. **3**, 57. ISSN 1756-3305. Dostupné z: doi:10.1186/1756-3305-3-57
- MEIER-BROOK, C., 1976. The influence of varied relaxing and fixing conditions on anatomical characters in a Planorbis species. *Basteria*. **40**(4/6), 101–106.
- MEIER-BROOK, C., 1983. Taxonomic studies on *Gyraulus* (Gastropoda: Planorbidae). *Malacologia*. **24**, 1–113. ISSN 0076-2997.
- MEIER-BROOK, C., 1984. A preliminary biogeography of freshwater pulmonate gastropods. *World-wide Snails, biogeographical studies on non-marine Mollusca. Leiden: EJ Brill/W. Backhuys*. 23–37.
- MEIER-BROOK, C., 2002. What makes an aquatic ecosystem susceptible to mollusc invasions. *Collectanea malacologica; Falkner, M., Groh, K. & Speight MCD (Hrsg.) ConchBooks*,.
- MENSINK, H., 1984. Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). *Palaeontographica A* 183: 1–63.
- MORGAN, J. A. T., R. J. DEJONG, S. D. SNYDER, G. M. MKOJI a E. S. LOKER, 2001. *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria*: past history and future trends. *Parasitology* [online]. **123**(7), 211–228. ISSN 1469-8161, 0031-1820. Dostupné z: doi:10.1017/S0031182001007703

- MORGAN, J. A. T., R. J. DEJONG, Y. JUNG, K. KHALLAAYOUNE, S. KOCK, G. M. MKOJI a E. S. LOKER, 2002. A phylogeny of planorbid snails, with implications for the evolution of *Schistosoma* parasites. *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. **25**(3), 477–488. ISSN 1055-7903. Dostupné z: doi:10.1016/S1055-7903(02)00280-4
- NÜTZEL, A. a K. BANDEL, 1993. Studies on the side-branch planorbids (Mollusca, Gastropoda) of the Miocene crater lake of Steinheim am Albuch (southern Germany). *Scripta Geologica, Special Issue*. **2**, 313–357.
- ØKLAND, J., 1990. *Lakes and snails: Environment and Gastropoda in 1,500 Norwegian lakes, ponds and rivers*. B.m.: Balogh Scientific Books. ISBN 90-73348-02-1.
- PARODIZ, J. J., 1969. The Tertiary non-marine Mollusca of South America. *Ann. Carnegie Mus.* **40**:1–242.
- RASSER, M. W., 2006. 140 Jahre Steinheimer Schnecken-Stammbaum: der älteste fossile Stammbaum aus heutiger Sicht. *Geologica et Palaeontologica* **40**: 195–199.
- RASSER, M. W., 2013. Darwin's dilemma: the Steinheim snails' point of view. *Zoosystematics and Evolution*. **89**(1), 13–20. ISSN 1435-1935.
- RASSER, M. W., 2014. Evolution in isolation: the *Gyraulus* species flock from Miocene Lake Steinheim revisited. *Hydrobiologia* [online]. **739**(1), 7–24. ISSN 0018-8158, 1573-5117. Dostupné z: doi:10.1007/s10750-013-1677-4
- RASSER, M. W. a A. P. COVICH, 2014. Predation on freshwater snails in Miocene Lake Steinheim: a trigger for intralacustrine evolution? *Lethaia* [online]. **47**(4), 524–532. ISSN 1502-3931. Dostupné z: doi:10.1111/let.12078
- REIF, W., 1983. The Steinheim snails (Miocene; Schwäbische Alb) from a neo-darwinian point of view: A discussion. *Paläontologische Zeitschrift* [online]. **57**(1–2), 21–26. ISSN 0031-0220, 1236-9874. Dostupné z: doi:10.1007/BF03031746
- ROCHOLL, A., M. OVTCHAROVA, U. SCHALTEGGER, J. WIJBRANS, J. POHL, J. PRIETO, A. ULBIG a M. BOEHME, 2011. A precise and accurate „astronomical" age of the Ries impact crater, Germany: A cautious note on argon dating of impact material. 1.
- SOLDATENKO, E. a A. PETROV, 2012. Mating behaviour and copulatory mechanics in six species of Planorbidae (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Molluscan Studies* [online]. **78**(2), 185–196. ISSN 0260-1230. Dostupné z: doi:10.1093/mollus/eyr056
- SOLDATENKO, E. V. a A. B. SHATROV, 2016. Comparative sperm ultrastructure of the Planorbidae (Pulmonata: Hygrophila). *Journal of Molluscan Studies* [online]. **82**(4), 585–599. ISSN 0260-1230, 1464-3766. Dostupné z: doi:10.1093/mollus/eyw029
- STREIT, B., 1981. Food Searching and Exploitation by a Primary Consumer (*Ancylus fluviatilis*) in a Stochastic Environment: Nonrandom Movement Patterns. *Revue suisse de zoologie*. [online]. **88**, 887–895. ISSN 0035-418X. Dostupné z: doi:10.5962/bhl.part.82416
- VIDIGAL, T. H., J. C. KISSINGER, R. L. CALDEIRA, E. C. PIRES, E. MONTEIRO, A. J. SIMPSON a O. S. CARVALHO, 2000. Phylogenetic relationships among Brazilian



Biomphalaria species (Mollusca: Planorbidae) based upon analysis of ribosomal ITS2 sequences. *Parasitology*. **121 Pt 6**, 611–620. ISSN 0031-1820.

WALKER, B., 1923. *The Ancyliidae of South Africa*. B.m.: author.

WALKER, J. C., 1988. Classification of Australian buliniform planorbids (Mollusca: Pulmonata). *Records of the Australian Museum* [online]. **40(2)**, 61–89. ISSN 0067-1975. Dostupné z: doi:10.3853/j.0067-1975.40.1988.151

WALTHER, A. C., T.LEE, J. B. BURCH a D. Ó FOIGHIL, 2006. Acroloxus lacustris is not an ancyliid: A case of misidentification involving the cryptic invader Ferrissia fragilis (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila). *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. **39(1)**, 271–275. ISSN 10557903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2005.08.014

WALTHER, A. C., J. B. BURCH a D. Ó FOIGHIL, 2010. Molecular Phylogenetic Revision of the Freshwater Limpet Genus Ferrissia (Planorbidae: Ancylinae) in North America Yields Two Species: Ferrissia (Ferrissia) Rivularis and Ferrissia (Kincaidilla) Fragilis. *Malacologia* [online]. **53(1)**, 25–45. ISSN 0076-2997. Dostupné z: doi:10.4002/040.053.0102

ZAVORAL, T., 2010. *Taxonomická revize rodu Anisus v České republice (Mollusca: Planorbidae)* [online]. Dostupné z: <http://search.ebscohost.com/login.aspx?authtype=shib&custid=s1240919&profile=eds>